

马兜铃科的地理分布及其系统*

马 金 双

(北京师范大学生物系, 北京 100088)

THE GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION AND THE SYSTEM OF ARISTOLOCHIACEAE

MA JIN-SHUANG

(Beijing Normal University, Beijing 100088)

Abstract The geographical distribution, the center of distribution and differentiation of Aristolochiaceae, its subdivision and evolutionary trends are discussed in this paper.

1. The systematic positions, the distribution patterns and the relationships among six genera in the family Aristolochiaceae, i.e. *Saruma*, *Asarum*, *Thottea*, *Holostylis*, *Aristolochia* and *Euglypha*, are discussed, and according to the floristic analysis two patterns and five subpatterns of distribution of the six genera in the family are recognized. They are:

1) Temperate pattern: a. Eastern Asia (China): *Saruma*; b. North Temperate (disjunct in Europe, E. Asia and N. America): *Asarum*.

2) Tropical pattern: c. Tropical Asia: *Thottea*; d. Tropical America: *Holostylis*, *Euglypha*; e. Pantropic: *Aristolochia*.

2. The floristic analysis of species in the family shows that the region, the richest both in genera, species and endemic species, as Takhtajan's (1969) work pointed out, is East Asia (see Table 1); and the species in the Old World, especially in East Asia, are primitive elements. Four genera and 91 species of this family occur in China, and especially more primitive elements are found from the Hengduan Mountains to South China, as C. Y. Wu's (1979) work mentioned (see Table 2).

3. The primary center of the distribution and differentiation of this family is East Asia (especially in the region from the Hengduan Mountains to C. and S. China), since four genera and 214 species are found in Asia, and three genera and 73 species of the family, including the most primitive genus *Saruma* and the more primitive genus *Asarum* occur in the region from the Hengduan Mountains to C. and S. China. The secondary center of distribution and differentiation is Tropical America, because species found there are only relatively advanced ones. For this reason this family should be considered as a mainly tropical family rather than a typically tropical one, though 80 percent of the total species of the family are now distributed in the tropics.

4. The evolutionary trends in the family are: the perianth from actinomorphic to zygo-

* 本文蒙菅原·敬先生和崔现举博士提供珍贵资料, 吴征镒、路安民二位先生审阅并提出宝贵意见, 谨此致谢。
1989.01.28 收稿。

morphic, from free to united, from cup-like to tubular; stamens from indefinite to definite, from free to united with pistil in the gynostemium; and the fruit from follicular capsule to capsule.

Finally the family is divided into two subfamilies, four tribes and six genera, namely:

Subfam. 1. Asaroideae

Trib. 1. Sarumeae Schmidt

Gen. 1. *Saruma* Oliv.

Trib. 2. Asareae

Gen. 2. *Asarum* Linn.

Trib. 3. Bragantiae Klotz.

Gen. 3. *Thottea* Rottb.

Subfam. 2. Aristolochioideae

Trib. 4. Aristolochieae

Gen. 4. *Holostylis* Duch.

Gen. 5. *Aristolochia* Linn.

Gen. 6. *Euglypha* Chod. & Hassl.

Key words Aristolochiaceae; Geographical distribution; Center of distribution and Differentiation; Evolutionary trends; System

摘要 马兜铃科基本是一个热带科。东亚的横断山至华南一带是其原始分布与分化中心, 热带美洲是其次生分布与分化中心。科的形态演化趋势是花被由分化的双被到不分化的单被, 由分离到合生, 由杯状到管状; 雄蕊由多数到少数, 由分离到与雌蕊结合成为合蕊柱; 子房由半下位到完全下位; 果实由蓇葖状蒴果到蒴果。马兜铃科分 2 亚科 4 族 6 属。

关键词 马兜铃科; 地理分布; 分布与分化中心; 演化; 系统。

马兜铃科 Aristolochiaceae 是被子植物中较原始的一个科。本世纪中期以来各地区植物志及较大属的修订工作陆续完成 (Hoehne 1942, Pfeifer 1966, 1970 et al., 马金双 1989), 但目前尚无世界性专著。本文仅就马兜铃科的地理分布、分布与分化中心、演化及系统等方面进行初步分析。

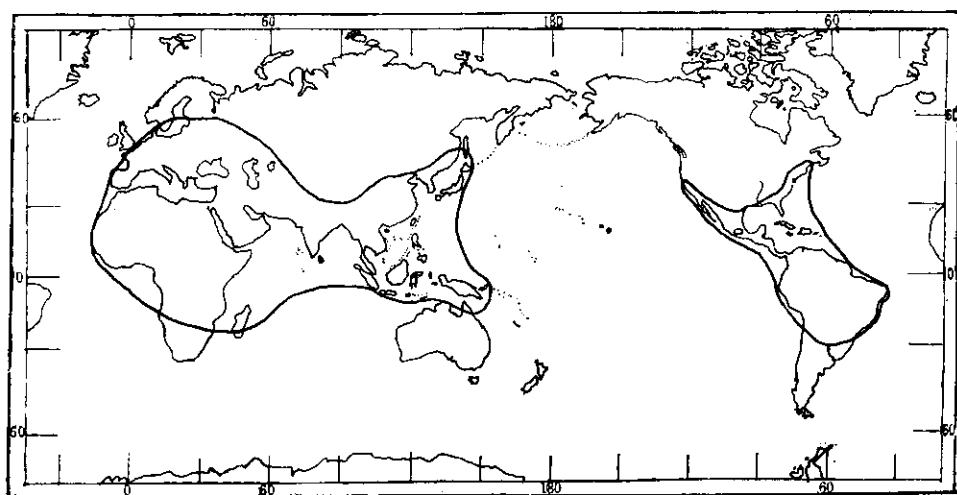


图 1 马兜铃科的地理分布

Fig. 1 The distribution of Aristolochiaceae in the world

马兜铃科共有 6 属约 507 种, 间断分布于世界各大洲(图 1)。分布北界是北纬约 60° , 如分布于瑞典和苏联的欧细辛 *Asarum europaeum* L.; 南界是南纬约 30° , 如分布阿根廷巴拉那河流域的斯吐歇尔特马兜铃 *Aristolochia stuebelii* Speg.。各大洲的分布情况是: 亚洲 4 属约 218 种, 主产东亚, 南亚和东南亚种类较少, 西亚更少; 南美洲 3 属约 137 种, 绝大部分种类集中于亚马逊河流域及其以北地区; 北美洲 2 属约 110 种, 主产美国沿海山区及墨西哥以南地区; 非洲 1 属约 18 种, 主产热带; 欧洲 2 属 14 种, 多数分布于中欧和南欧; 大洋洲 1 属约 10 种, 产于澳大利亚东北部。

一、属的系统位置与分布式样

马兜铃科 6 个属, 3 个属是单种属, 即马蹄香属 *Saruma* Oliv. (中国), *Holostylis* Duch.(南美)和 *Euglypha* Chod. & Hassl.(南美), 另外 3 个属分别是细辛属 *Asarum* L. (约 80 种, 北温带)、线果兜铃属 *Thottea* Rottb. (26 种, 东南亚及南亚)和马兜铃属 *Aristolochia* L. (约 398 种, 泛热带)。现分述如下:

1. 马蹄香属 *Saruma* Oliv. 有 1 种, 中国特有(长江中游各省)(见图 2)。本属具有 2 轮花被, 分化成花萼(3 枚)和花瓣(3 枚), 雄蕊 12, 2 轮, 蓇葖果状蒴果, 以及花粉粒单沟等特征, 被认为是本科中现存最原始的属 (Gregory 1956), 但本属的最新资料表明, 其染色体很小, 又是一个多倍体 ($2n = 4x = 52$) (Sugawara 1987a), 所以马蹄香属可能来自本科中早已灭绝的更原始的类群。

2. 细辛属 *Asarum* L. 约 80 种, 间断分布于北温带, 但主产东亚, 约 67 种, 北美洲约 12 种, 欧洲只有 1 种(见图 2)。本属的花被一轮(3 枚)、不分化、分离或仅基部形成管状, 雄蕊 12、2 轮、常一轮发育及蒴果等的特征, 表明较马蹄香属进化。但两者均为草本, 3

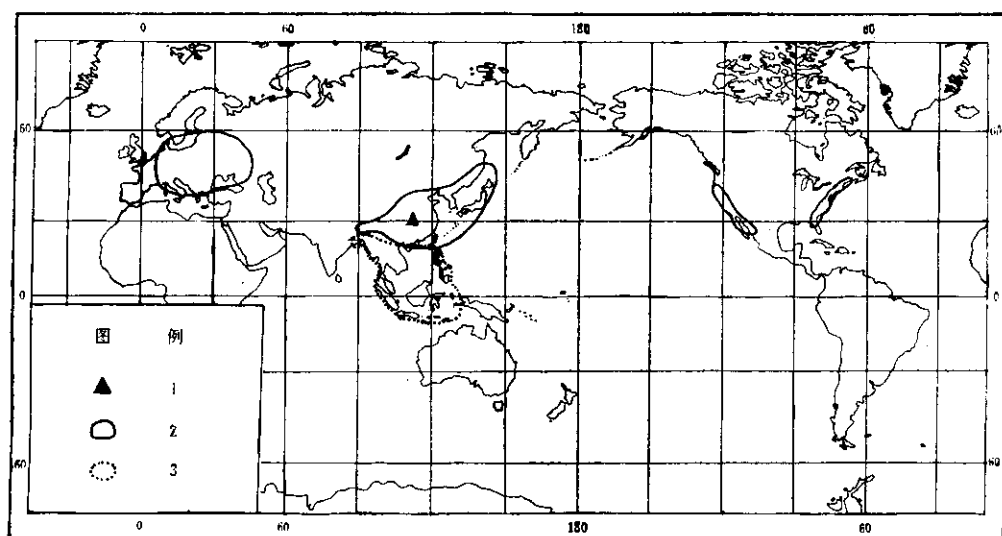


图 2 细辛亚科三个属的地理分布

Fig. 2 The Distribution of three genera in subfamily Asaroideae

1. 马蹄香属 *Saruma*; 2. 细辛属 *Asarum*; 3. 线果兜铃属 *Thottea*

数花,且雄蕊数目相同,着生方式相似,所以两者可能来自早期的同一演化分支。细辛属分 2 亚属:

(1) 细辛亚属 Subgen. *Asarum* 花被没有形成管状,且雄蕊与花柱分离,染色体 $2n=24$ 或 26 (Sugawara 1987b), 因此是本属中较为原始的亚属。约 20 种,分布于东亚(15 种)、北美(4 种)和欧洲(1 种)。在东亚的 15 种中,以中国和日本种类最多,分别为 10 种和 6 种,其中两国共有种仅 1 种(双叶细辛 *Asarum caulescens* Maxim.)。在中国的 10 种中,绝大多数产于长江流域以南,并有 1 种延伸到越南北部(尾花细辛 *Asarum caudigerum* Hance), 另 1 种经云南和西藏延伸至印度和锡金(单叶细辛 *Asarum himalaicum* Hook. f. & Thoms. ex Klotz.)。

(2) 杜衡亚属 Subgen. *Heterotropa* 花被形成管状,雄蕊紧贴花柱,花丝极短或近无,染色体 $2n=26$ 或 39 (Sugawara 1987b), 是本科中由雄蕊与花柱分离向形成合蕊柱方向转化的开端,因此是本属中较为进化的亚属。共约 60 种,间断分布于东亚(约 52 种)和北美(约 8 种)。在东亚的 52 种中,日本约 30 种,中国约 22 种,其中 2 种为中国、日本、朝鲜和苏联远东地区所共有,其余均为其各国所特有(除中国的 1 种分布于越南北部)。本属在北美的 12 种,只分布于东部的阿巴拉契亚山脉(北达加拿大的圣劳伦斯河)和西部内华达山区,并且本属的 2 个亚属在上述两个地区均存在。上述分布表明东亚和北美的关系是较为密切的,尽管彼此间没有共有种,但两个亚属是相同的,它们之间的关系可能和其它东亚与北美共有的类群一样,即在北美大陆脱离欧亚大陆(即 Pangea 时)前就已发生或通过白令古陆发生 (C. Y. Wu 1983), 而今天在北美只形成两个小的分布区,与其在欧洲和亚洲北部一样,是受第四纪冰川的影响而形成间断。在亚洲的横断山至华南一带,则没有受到影响或影响较小,因而种类较多,成为该属植物的“避难所”。本属在东亚的分布基本是中国和日本,虽共有种只有 2 种,但两国的其它种类具有明显的近缘性或呈地理替代现象,这表明彼此的关系还是十分密切的 (Maekawa 1953; Sugawara 1987a, b)。

3. 线果兜铃属 *Thottea* Rottb. 约 26 种,产于东南亚和南亚,其中以苏门答腊岛、加里曼丹岛、马来西亚和菲律宾种类较多,而中南半岛种类较少,海南岛只有 1 种(见图 2)。分布南界大约是南纬 10° , 分布北界约在北纬 26° , 如广布种绒毛线果兜铃 (*Thottea tomentosa* (Bl.) Hou) 南达爪哇,北至印度东北部。本属花被一轮,合生成钟状、杯状或盘状,檐部 3 裂,雄蕊 6—36 (46), 1—2 轮(极少 3—4 轮), 几与花柱结合成为合蕊柱,与细辛属的杜衡亚属相近。其花被辐射对称,雄蕊尚未与花柱完全结合,胚珠悬垂状叠生,因而与马蹄香属和细辛属同置于细辛亚科内,显然与细辛属的关系更为密切。但本属的蒴果 4 裂,又较为特化。染色体 $2n=26$ (Hou, 1984)。因此,从形态与细胞学特征及地理分布分析,本属可能与细辛属有共同祖先,并经南亚到东南亚形成现在分布格局。

4. *Holostylis* Duch. 有 1 种,特产于南美的巴西(马托格罗索以南)、玻利维亚、巴拉圭和阿根廷北部(南纬 15° — 25° 间)(图 3)。本属花被钟状,没有形成明显的花被管,与线果兜铃属很相似。但本属的雄蕊 6, 且与花柱结合成为合蕊柱,蒴果 6 室,因此与马兜铃属更为接近,很可能是从马兜铃属中分化出来的新特有属。

5. 马兜铃属 *Aristolochia* L. 为本科中最大、分布最广的一个属,约 400 种,分布于

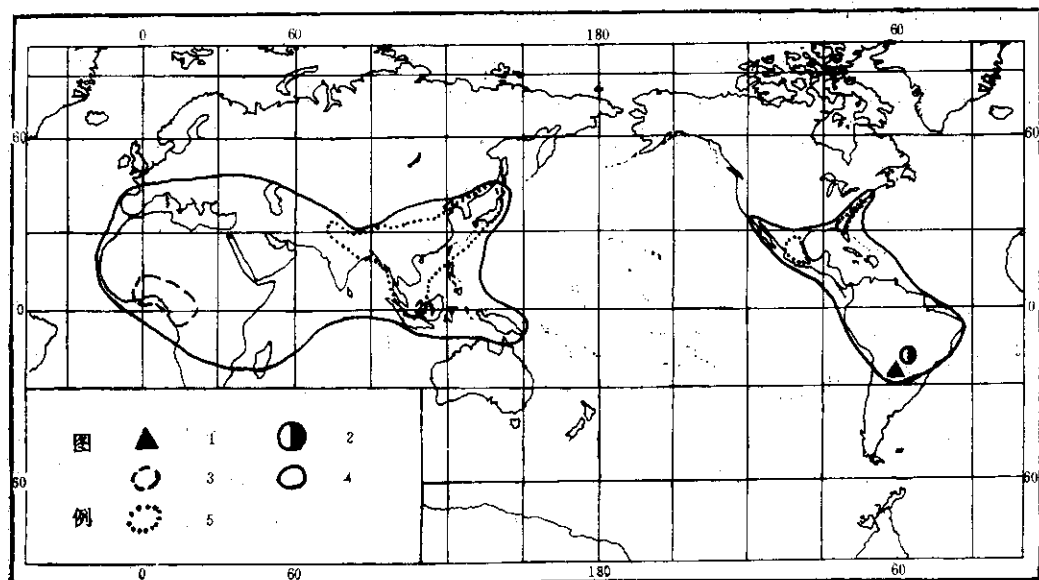


图 3 马兜铃亚科三个属的地理分布

Fig. 3 The Distribution of three genera in subfamily Aristolochioideae

1. *Holostylis*; 2. *Euglypha*; 3. 多药马兜铃亚属 Subgen. *Pararistolochia*; 4. 马兜铃亚属 Subgen. *Aristolochia*; 5. 对药马兜铃亚属 Subgen. *Siphisia* (3—5, *Aristolochia*).

泛热带,但少数种类也散布到温带,主产热带美洲(约 230 余种),其次是亚洲(约 120 余种),其中东亚、南亚和东南亚约 97 种,而西亚只有 27 种,非洲(约 18 种)、欧洲(13 种)和大洋洲(约 10 种)(图 3)。本属花被管状,两侧对称,雄蕊常 6 (极少多数或 5),与花柱结合成为合蕊柱,蒴果常 6 室(极少为 5 室)等特征,表明较细辛亚科各属要进化,与同具合蕊柱的 *Holostylis* 和 *Euglypha* 两属一起构成马兜铃亚科的高级类群。本属下分 3 亚属:

(1) 多药马兜铃亚属 Subgen. *Pararistolochia* (Hutch. & Dalz.) Schmidt 约 10 种,9 种产于热带非洲,1 种产于东南亚。本亚属雄蕊 10—20,蒴果坚硬,木质化不开裂,在形态上与本科中具多数雄蕊的线果兜铃属相近,因此是本属中的一个原始亚属(马金双 1989)。

(2) 马兜铃亚属 Subgen. *Aristolochia* 雄蕊 6 (稀 5),蒴果室间开裂,染色体 $2n=14$ (极少 12),约 330 种,是本属中最大的一个亚属。其下分 2 组,即:马兜铃组 Sect. *Aristolochia* 约 95 种,产于旧大陆,其中东亚、南亚、东南亚和西亚约占 75%,而欧洲、非洲和大洋洲约占 25%。本组的主要特征是蕊柱裂片与柱头裂片尚未完全愈合,所以是较原始的一类。另一个组即裸柱组 Sect. *Gymnolobus* Duch. 约 233 种,仅产于新大陆的热带美洲(北纬 35° 至南纬 30°),形成本属最大分化中心。本组由于蕊柱裂片与柱头裂片已完全愈合,因此是较进化的一类。由上述分析可以看出,马兜铃属的这两个组于新旧大陆形成明显的地理替代现象。值得注意的是较为进化的裸柱组其全部种类均集中于热带美洲,而较原始的马兜铃组又均分布于旧大陆;结合马兜铃科原始类群和马兜铃属原始

类群的分析,不难看出新大陆的裸柱组可能来自旧大陆。

(3) 本属的第三个亚属即对药马兜铃亚属 Subgen. *Siphisia* (Raf.) Duch. 约 60 种,分布于东亚(约 41 种,极个别种也散布到南亚)和北美(约 19 种)(见图 3)。本亚属的雄蕊 6,花药呈 3 对,花被折曲,蒴果室轴开裂,染色体 $2n = 28$,表明较马兜铃亚属进化,也是本属中最进化的一个亚属,并在东亚的横断山至华南一带形成本属的另一个分布与分化中心(马金双 1989)。本亚属在北美只有较少的种类,且仅分布于东部和西部山区(少数种类也向南延伸至墨西哥南部),同细辛属分布较相似。本亚属共有 6 个组,东亚均产,而北美只有 2 个组(与东亚共有),不难看出北美的成分可能来自东亚。现在的分布格局:即在北美为间断分布,而在东亚则集中于中国的横断山至华南一带,且形成中心,均可能与第四纪冰川的作用有关。

此外,马兜铃属有很多种类在旧大陆呈现地理替代现象,讨论这一问题对于我们充分认识其分布规律与区系特征是必要的。旧大陆的马兜铃组共有 2 系,即地中海至东亚南部和南亚及东南亚的有柄系 Ser. *Podanthemum* (Klotz.) Duch. 和广布于欧亚大陆及非洲和大洋洲的马兜铃系 Ser. *Aristolochia*, 两者在东亚南部(即横断山至华南一带)交汇,丰富了该区的植物成分,同时也显示了欧亚大陆马兜铃组的内部联系。对药马兜铃亚属在横断山区至华南一带的交汇远比马兜铃亚属(即马兜铃组)丰富得多,如长白山区和秦巴山区的木通马兜铃 *A. mandshuriensis* Kom. 与喜马拉雅东部(可达云南)的西藏马兜铃 *A. griffithii* Hook. f. & Thoms. ex Duch., 直至西亚的旁遮普马兜铃 *A. punjabensis* Lace; 日本及台湾的大叶马兜铃 *A. kaempferi* Willd., 到华东和华中的绵毛马兜铃 *A. mollissima* Hance, 直至西南的穆坪马兜铃 *A. moupinensis* Franch.; 川东与鄂西的异叶马兜铃 *A. heterophylla* Hemsl., 到云贵高原的昆明马兜铃 *A. kunmingensis* Cheng & Ma, 经滇西的怒江马兜铃 *A. salweenensis* Cheng & Ma 到喜马拉雅山区的尼泊尔马兜铃 *A. nakaoi* Maekawa; 以上各条替代线内的种都明显存在着相同或相似特征,而且不同的替代线之间的类群又存在较大差异,又均在横断山区交汇。这种迹象对于我们分析分布中心是有启发的。

6. *Euglypha* Chod. & Hassl. 有 1 种,特产于南美的巴西(南部)、波利维亚、巴拉圭和阿根廷(北部)(见图 3)。本属的花被与子房间具柄,与马兜铃属(马兜铃组)中的有柄系极相似,但本属的蒴果仅由六个分果片组成(即 6 个胚珠发育),又有别于马兜铃属的多胚珠蒴果。无疑本属与马兜铃属具有极为密切的关系,很可能与后者有共同的起源。

基于上述分析,马兜铃科各属的分布可归纳为如下分布类型:

1. 温带分布类型:

(1) 东亚(中国)分布: 马蹄香属 *Saruma*

(2) 北温带分布: 细辛属 *Asarum*

2. 热带分布类型:

(3) 热带亚洲分布: 线果兜铃属 *Thottea*

(4) 热带(南)美洲分布: *Holostylis*, *Euglypha*

(5) 泛热带分布: 马兜铃属 *Aristolochia*

表1 马兜铃科在世界植物区的分布*

Table 1 The distribution of Aristolochiaceae

区系区 Floristic Region		属 Genus	种 Species	欧洲西伯利亚区 Euro-Siberian Region	东亚区 Eastern Asia Region	大西洋北美区 Atlantic North American R.	地中海区 Mediterranean Region	伊朗吐兰区 Irano-Turanian Region	马德拉区 Madeiran Region	西非雨林区 West African Rain-Forest R.	印度区 Indian Region	印度支那区 Indo-Chinese Region	马来西亚区 Malasian Region	加勒比区 Caribbean R.	委内瑞拉苏里南 Region of Venezuela and Surinam	亚马逊区 Amazon Region	中部巴西区 Central Brazilian Region	安第斯区 Andean Region	东北澳大利亚区 North and East Australian Region
属 Genus	马兜铃属 <i>Saruma</i>				1														
	细辛属 <i>Asarum</i>			1	65	8			2										
	线果兜铃属 <i>Thottea</i>										3	2	22						
	<i>Holostylis</i>																1		
	马兜铃属 <i>Aristolochia</i>			12	33	8	11	21	32	16	7	34	21	53	25	55	50	35	10
属数 Number of genera	<i>Englypha</i>																1		
				2	3	2	1	1	2	1	2	2	2	1	1	1	3	1	1
				13	99	16	11	21	34	16	10	36	43	53	25	55	52	35	10
种数 Number of species																			
特有种数 Number of endemic species				8	82	10	6	12	21	13	7	25	34	42	17	39	37	19	10

* 种类10种以下的地区未列入。The regions with the number of the species below ten are not listed in this table.

二、种的分布

1. 世界种类 按照 A. Takhtajan (1969) 对世界植物区系的划分意见, 马兜铃科植物在世界各区的分布如表1。由表中可以看出种类较多的地区依次是东亚(中国-日本)地区(99/3)¹⁾、亚马逊地区(55/1)、加勒比地区(53/1)、中部巴西区(52/3)、马来西亚区(43/2)、印度支那区(36/2)、安第斯区(35/1)和马德腊区(34/2)等, 而各区的特有种也基本是这一顺序。由此可见, 东亚区无论在属数、种数及特有种数方面均占首位, 其次才是新大陆各区等。

根据前述系统位置及分布的讨论, 不难看出旧大陆各区的特有种大多具有古特有种性质, 而新大陆各区的特有种则具有新特有种性质。

2. 中国种类 我国共有马兜铃科植物 4 属 91 种(见表 2)。从表中可以看出种类较多的省(区)依次是四川(34/3)、云南(30/2)、贵州(23/3)、广西(23/2)、湖北(20/3)、广东(18/2)等地。根据吴征镒先生(1979)对中国植物区系的划分意见, 上述较多的省(区)正是中国植物区系中的横断山区、云贵高原区、滇黔桂区及华南区(即横断山至华中和华南)。这一范围内共有马兜铃科植物 3 属 73 种, 分别占全国总数的 75% 和 80%, 而且特有种高达 85%。根据前文的讨论, 可以看出中国的横断山至华南一带是旧大陆, 也是世界上, 马兜铃科植物种类最古老、最丰富的地区。

表 2 中国马兜铃科植物的分布

Table 2 The distribution of Aristolochiaceae in China

省(区) Province	四川 Sichuan	云南 Yunnan	贵州 Guizhou	广西 Guangxi	湖北 Hubei	广东 Guangdong	台湾 Taiwan	江西 Jiangxi	福建 Fujian	浙江 Zhejiang	安徽 Anhui	陕西 Shanxi	海南 Hainan	湖南 Hunan	华北 North China	甘肃 Gansu	东北 NE China	江苏 Jiangsu	西藏 Xizang
种 Species																			
属 Genus																			
马兜铃属 <i>Saruma</i>	1		1		1			1				1			1	1			
细辛属 <i>Asarum</i>	17	7	8	7	13	6	10	9	3	6	7	5	1	4	3	2	2	1	1
线果兜铃属 <i>Thottea</i>													1						
马兜铃属 <i>Aristolochia</i>	16	23	14	16	6	12	4	1	8	5	4	3	6	4	2	3	2	2	1
属数 Number of genera	3	2	3	2	3	2	2	3	2	2	2	3	3	2	3	3	2	2	2
种数 Number of species	34	30	23	23	20	18	14	11	11	11	11	9	8	8	6	6	4	3	2

注: 华北含山东、河南、河北和内蒙古及山西; 东北含黑龙江、吉林和辽宁; 宁夏置于甘肃省范围内统计。

North China include Shandong, Henan, Hebei, Shanxi and Inner Mongolia; NE China include Heilongjiang, Jilin and Liaoning; Ningxia is included in Gansu only for statistics.

1) 分子为种数, 分母为属数, 下同。

三、讨论与结论

1. 分布与分化中心 属与种的分布分析表明,欧亚大陆的东南部,特别是东亚的横断山至华南一带,有 3 属约 99 种,分别占属和种总数的 50% 和 20%; 因为这里不仅有本科中最原始的属和较原始的属(马蹄香属和细辛属),同时还有远比热带美洲丰富的马兜铃属(包括较其原始的马兜铃组和较其进化的对药马兜铃亚属),因此我们称东亚的横断山至华南一带是马兜铃科的原始分布与分化中心,同时也可能是本科植物早期发生与分化的关键地区。热带美洲是马兜铃科植物种类最多的地区,共有 3 属约 240 种,分别占属和种总数的 50% 和 45%; 然而这里全部种类的特征成分只是本科中的进化或高级类群,因此我们称热带美洲是马兜铃科的次生分布与分化中心。

2. 科的分布类型 分布类型的确定,既要研究分类群在不同气候带属、种数的比例,亦要研究分类群在演化中的历史关系(莎菲尔 1956; 吴征镒 1979; 吴征镒、王荷生 1983),科的分布也应遵循这一原则。从统计数字看,马兜铃科约 4/5 的种类分布于热带(美洲、亚洲和非洲),但本科中最原始和较原始的两个属(马蹄香属和细辛属)只是北温带分布类型,而泛热带的马兜铃属其原始类群(Sect. *Aristolochia*)和进化类群(Subgen. *Siphisa*)的分布也基本如此,虽然它们可能是从古热带山区的亚热带属演化而来。所以我们认为马兜铃科基本是一个热带科但不是典型的热带科。

关于马兜铃科的起源及其时间问题,由于化石资料极度缺乏,目前尚难以作出较为满意的解释(Mitroiu 1970)。Raven 等(1974)认为马兜铃科是劳亚古陆的成分。本文关于横断山至华中和华南是本科原始分布与分化中心及其早期发生与分化的关键地区的论述也支持这一观点。马兜铃科是被子植物中的古老科之一,仅就本科中较为高级的马兜铃属而言,化石资料表明(Mitroiu 1970),其起源时间至少应该是早白垩纪;另一方面,根据大陆漂移学说和板块构造理论,早白垩纪前组成冈瓦纳古陆和劳亚古陆的联合古陆(Pangea)尚未完全分离,马兜铃属只有此时或更早起源与发生才能充分解释现代分布格局成因的现象。

3. 地理替代现象 地理替代现象不仅显示了分类群间的亲缘关系,而且对于充分理解地理分布及其起源是十分必要的。在此,本文仅就属与亚属的这一现象进行初步分析。马兜铃科在洲际间的替代是热带亚洲的线果兜铃属 *Thottea* Rottb. 与热带美洲的 *Holostylis* Duch. 和热带非洲为主的多药马兜铃亚属 Subgen. *Pararistolochia* (Hutch. & Dalz.) O. C. Schmidt。线果兜铃属与这两个属(或亚属)的特征分别在花被形状与雄蕊数目上相同,且在地理分布上又都限于热带。这种现象表明,这样密切的三个分类群间断分布于热带亚洲、热带美洲和热带非洲,人们很难相信它们分别起源于彼此远离的大陆;也就是说,它们或它们已灭绝的祖先类群至少在联合古陆尚未完全分离前就已形成。马兜铃科的另一个替代现象是亚洲南部的线果兜铃属 *Thottea* Rottb. 和东亚的细辛属 *Asarum* Linn. (尽管后者属北温带分布,但近 90% 的种类集中于东亚)(见图 3)。如前所述,这两个属的关系是极为密切的。它们分别分布于亚洲热带和温带,且线果兜铃属明显较细辛属为进化。可以推测,线果兜铃属与细辛属可能来自同一祖先的不同分枝,只是后者保留了更多的祖先特征而已(如雄蕊与雌蕊未结合等)。同时我们也可以看出线果兜铃

属可能来源于东亚,两者在华南至横断山南端的重叠也说明了这一点。所以说本文前述关于东亚的横断山至华中与华南一带可能是本科起源与早期分化的关键地区的论述是较为客观的。

4. 分布格局的成因 马兜铃科现今分布格局主要来自三个方面的因素:(1) 联合古陆的瓦解与大陆漂移是促使马兜铃科植物在世界各大洲形成洲际间断分布的直接原因,本科中较为进化的马兜铃属分布情况就是明显例证;(2) 第四纪冰川对北半球的影响较大,迫使本科植物的一些类群南下,如对药马兜铃亚属在东亚和北美的分布以及细辛属在北美的沿海山区形成局部分布,均说明了这一点;(3) 植物种类本身对环境的适应程度也是限制其分布的一个重要原因。本科植物具有明显的耐温暖喜潮湿的特性,是热带和亚热带潮湿温暖的条件下生存的类群,如在南美的亚马孙河流域及热带亚洲具有许多种类,但在热带非洲由于较为干旱而种类较少,尤其北部沙漠地区几无分布。除此之外,马兜铃科独特的生物学特性——开花少结果更少,以致导致本科植物的大部分种类处于濒危状态(Hou 1984; 马金双 1989)。

5. 系统与演化 Schmidt (1935) 将马兜铃科分为 2 亚科 5 族。Gregory (1956) 采用了 Duchartre (1864) 的观点,分全科为 3 族。本文在综合分析该科的全部属后认为: Schmidt 仅根据分果片的特征将产于南美的单种属 *Euglypha* Chod. & Hassl. 与非常相近的马兜铃属分开作为独立的族似乎有些过分;而 Gregory 将本科中唯一花被分化、具蓇葖果状蒴果、花粉粒单沟的马蹄香属与细辛属放在同一族中又未免有些迁就。其实两者的细胞学资料表明,彼此在染色体大小上差别十分显著(Sugawara 1987a,b),故应分别视为独立的族处理。同时, Gregory 还将线果兜铃属置于细辛族中,但其雄蕊多数,1—2 (3—4) 轮,蒴果 4 片,且为灌木状,所以笔者赞同 Klotzsch (1859) 和 Schmidt (1935) 等人的意见,仍作为一个独立的族处理。根据马兜铃科中各属特征及系统位置的分析,作者提出马兜铃科的形态演化趋势如下:(1) 花被由辐射对称到两侧对称,由双被分化到单被不分化,由分离到合生,由杯状、钟状或盘状到管状;(2) 雄蕊由多数数轮到少数(定数)一轮,由分离到与雌蕊结合成为合蕊柱;(3) 子房由半下位到完全下位;(4) 由蓇葖果状蒴果到蒴果。

本文将马兜铃科分为 2 亚族 4 族 6 属,即:

细辛亚科 Subfam. 1, Asaroideae: 花被辐射对称,分离或合生(杯状、钟状或管状),雄蕊多数,常 1—2 轮,离生或仅基部与花柱合生,子房半下位或下位,胚珠悬垂状叠生。含 3 族 3 属:

马蹄香族 Trib. 1, Sarumae Schmidt

马蹄香属 Gen. 1, *Saruma* Oliv.

细辛族 Trib. 2, Asareae

细辛属 Gen. 2, *Asarum* Linn.

线果兜铃族 Trib. 3, Bragantieae Klotz.

线果兜铃属 Gen. 3, *Thottea* Rottb.

马兜铃亚科 Subfam. 2, Aristolochioideae: 花被两侧对称,合生(杯状或管状),雄蕊常 6,且与雌蕊结合成为合蕊柱,子房下位,胚珠水平状叠生。含 1 族 3 属:

马兜铃族 Trib. 4, *Aristolochiaceae*

Gen. 4, *Holostylis* Duch.

马兜铃属 Gen. 5, *Aristolochia* Linn.

Gen. 6, *Euglypha* Chod. & Hassl.

参 考 文 献

- [1] 马金双, 1989: 东亚和南亚马兜铃属的修订, 植物分类学报, 27(5): 421—464.
- [2] 中国植物志编委会, 1988: 马兜铃科, 中国植物志, 科学出版社, 24: 159.
- [3] 吴征镒, 1979: 论中国植物区系的分区问题, 云南植物研究, 1(1): 1—22.
- [4] 吴征镒, 王荷生, 1983: 中国自然地理, 植物地理(上册), 科学出版社, 3—8.
- [5] 莎菲尔著(1956), 傅子祯译, 1958: 普通植物地理学原理, 高等教育出版社, 331.
- [6] Baker J. C. & C. H. Wright, 1913: *Aristolochiaceae*. Fl. Trop. Afr. 4(1): 134—143.
- [7] Ball P. W., 1964: *Aristolochiaceae*. Fl. Europ. 1: 73—74.
- [8] Davis P. H. & M. S. Khan: 1961, *Aristolochia* in The Near East. *Not. Roy. Bot. Gard. Edinb.* 23(4): 515—546.
- [9] Duchartre P., 1864: *Aristolochiaceae*, in DC Prodr. 15(1): 421—498.
- [10] Gregory M. P., 1956: A Phyletic Rearrangement in the *Aristolochiaceae*. *Amer. Journ. Bot.* 43: 110—122.
- [11] Hoehne F. C., 1942: *Aristolochiaceae*. Fl. Brasil. 15(2): 3—141.
- [12] Hou D., 1984: *Aristolochiaceae*. Fl. Males. ser. 1, 10(1): 53—108.
- [13] Ivanova N. A., 1970: *Aristolochiaceae*. Fl. USSR, 5: 340—348.
- [14] Keay R. W. J., 1954: *Aristolochiaceae*. Fl. W. Afr. 1: 77—81.
- [15] Klotzsch F. C., 1859: Die *Aristolochiaceae* des Berliner Herbariums, Monatsb. Akad. Wiss. Berl. 571—626.
- [16] Mackawa F., 1953: Geohistorical distribution of East Asiatic *Asaraceae*, Proc. VII Pacific Sci. Congr. (Wellington) 5: 217—219.
- [17] Mitroiu N., 1970: Etudes Morphopolliniques et des Aspects Embryologiques sur les Polycarpicae et Helobiae avec des Considerations Phylogenetiques. *Lucr. Grad. Bor.* Bucuresti, 4: 243—531.
- [18] Ohwi J., 1978: *Aristolochiaceae*, Fl. Jap. 524—531.
- [19] Pfeofer H. W., 1966: Revision of the North and Central American Hexandrous Species of *Aristolochia*. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 53(2): 115—196.
- [20] ———, 1970: A Taxonomic Revision of the Pentandrous Species of *Aristolochia*. Univ. Conn. Publ. Ser. 1—134, f. 1—36.
- [21] Phuphatthanaphong L.: 1985, *Aristolochiaceae*, *Thail. For. Bull.* 15: 29—57.
- [22] ———, 1987, *Aristolochiaceae*, Fl. Thail. 5, 1: 1—31.
- [23] Raven P. H. & D. I. Axelrod, 1974: Angiosperm Biogeography and Past Continental Movements. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 61(3): 539—673.
- [24] Schmidt O. C., 1935: *Aristolochiaceae*, in A. Engl. u. K. Prantl, Nat. Pflanzenfam. ed. 2, 16B: 204—242.
- [25] Sugawara T., 1987a: Chromosome Number of *Saruma* Oliv. *Bot. Mag. Tokyo*, 100: 99—101.
- [26] ———, 1987b: Taxonomic Studies of *Asarum* (s. l.) III. Comparative Floral Anatomy. *Bot. Mag. Tokyo*, 100: 335—348.
- [27] Takhtajan A., 1969: Flowering Plants: Origion and Dispersal, Translated by C. Jeffrey, Oliver et Boyd., Edinburgh.
- [28] Wu C. Y., 1983: On the Significance of Pacific International Discontinuity. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 70(4): 577—586.